

# Plantas C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> y CAM nativas del monte árido argentino.

## Adaptaciones y potencial biológico

CARLOS PASSERA,  
BRUNO CAVAGNARO  
y CARMEN SARTOR\*

### Resumen

El presente trabajo describe las características ecofisiológicas de los principales exponentes vegetales con tipo fotosintético C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> y CAM presentes en la Provincia Fitogeográfica del Monte en la zona árida y semiárida de Argentina. La importancia relativa de las Cactáceas (CAM) analizada como especie forrajera o como de uso antrópico es baja, por lo que solamente se hace referencia a los géneros presentes. Dentro de las especies C<sub>3</sub> se ha seleccionado al algarrobo (*Prosopis flexuosa*) que constituye una especie emblemática del árido argentino, principalmente por el amplio uso que los pobladores hacen de él. La zampa (*Atriplex lampa*) fue seleccionada entre las especies C<sub>4</sub> ya que es una de las principales especies forrajeras que además presenta características muy especiales respecto de sus adaptaciones al desierto. En ambas especies se analiza la respuesta de la germinación, el crecimiento o del estado hídrico cuando se somete a diferentes niveles de estrés hídrico o salino.

### Summary

The present work describes the ecophysiological characteristics of the main vegetal exponents with photosynthetic type C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> and CAM present in the phytogeographic province of Monte in the arid and semi-arid zone of Argentina. The relative importance of cacti (CAM) analyzed as forage species or as human use is low. The C<sub>3</sub> species selected is the «algarrobo» (*Prosopis flexuosa*) that constitutes an emblematic species of the arid argentinean zone, mainly by the wide use that the settlers do of him. The C<sub>4</sub> species selected is the «zampa» (*Atriplex lampa*) which is important for feeding domestic animals, in addition zampa present a very special characteristics respect to their adaptations to the desert. In both selected species were tested the response to water potential, temperature and salinity on the germination processes is analyzed, growth and hydric status were also studied when plants were under different levels to water potential or saline stress.

### Introducción

Los vegetales presentes en la Provincia Fitogeográfica del Monte (de aquí en más *Monte*) en Argentina, poseen gran diversidad de estrategias fisiológicas que han permitido su adaptación a las extremas y variables condiciones ambientales del lugar. Esta amplitud se debe fundamentalmente a que el *Monte* se extiende latitudinalmente desde los 25° a los 44° Lat sur y desde los 2.500 metros de altitud en la cordillera de Los Andes hasta la costa atlántica de la provincia del Chubut (Figura 1).

El Monte constituye un amplio territorio de 460.000 km<sup>2</sup> que incluye 11 provincias argentinas, en todo este territorio las lluvias son siempre escasas y estivales (entre 80 a 350 mm anuales) y temperatura media anual entre 13 y 17 °C. Los habitantes del lugar se dedican a la ganadería extensiva que es una de las pocas actividades económicas posibles, pero que posee poca productividad y en consecuencia determina economías de subsistencia.

La vegetación predominante es el matorral o la estepa arbustiva xerofítica, psamofítica o halofítica. Desde el punto de vista florístico la Provincia del Monte se caracteriza por la presencia casi constante de especies del género *Larrea* (las jarillas) *Atriplex* y *Prosopis*, estos últimos se encuentran formando bosques marginales. La comunidad clímax es el jarillal. Se trata de una asociación de jarillas (*Larrea divaricata*, *L. nitida*, *L. cuneifolia*), ala de loro (*Monttea aphylla*) y monte negro (*Boungavillea spinosa*), arbustos de aproximadamente 2 m de altura. Otros arbustos abundantes son la pichana (*Cassia aphylla*), la brea (*Cercidium praecox*), y el alpataco (*Prosopis alpataco*).

Entre los factores que fisiológicamente imponen estrés se puede señalar la baja disponibilidad hídrica como el factor ambiental más limitante, debido funda-

\* Cátedra de Fisiología Vegetal, Departamento Ciencia Biológicas, Facultad de Ciencias Agrarias Universidad Nacional de Cuyo. Almirante Brown 500 (M5528AHB) Lujan, Mendoza. Argentina

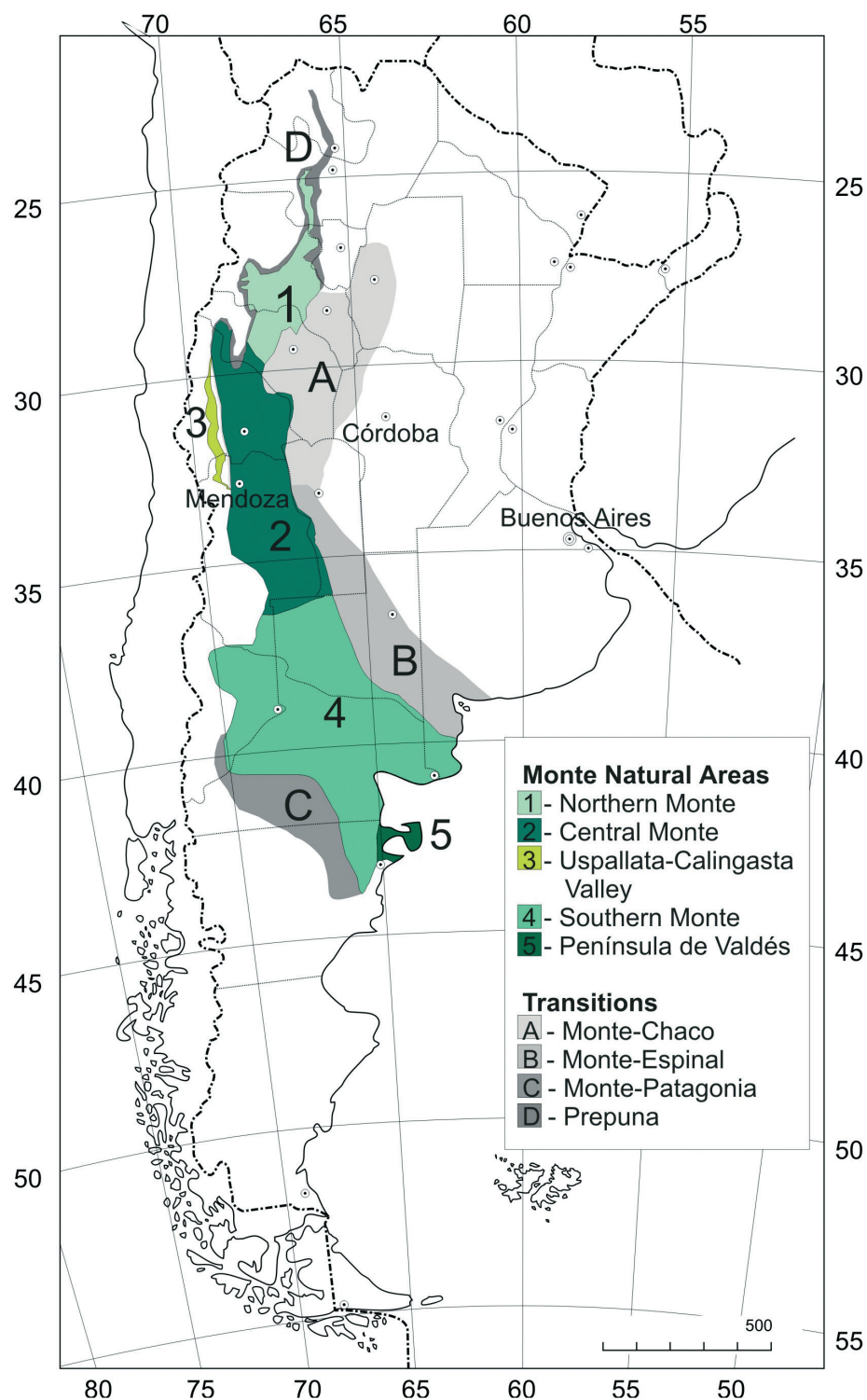


FIGURA 1. Ubicación geográfica de la Provincia Fitogeográfica del Monte.

mentalmente a la baja pluviosidad y la alta evapotranspiración. La salinidad, las diferentes texturas de suelos y las temperaturas extremas contribuyen también a crear condiciones de estrés en gran parte del territorio.

Frente a esta diversidad ambiental las plantas presentan una amplia variedad de bioformas y diferentes adaptaciones morfo-fisiológicas que involucran especies C3, C4 y CAM.

Si bien no se puede establecer un área geográfica específica para ubicar a cada tipo fotosintético, es decir que suele encontrarse en el mismo sitio conviviendo especies  $C_3$ ,  $C_4$  y CAM, trabajos realizados en gramíneas indican que en la zona del llano de Mendoza, donde las temperaturas medias son más elevadas, se encuentran mayormente gramíneas del tipo  $C_4$  en tanto que localizadas en valles de altura donde el déficit hídrico no es tan grande, las gramíneas presentes son mayoritariamente  $C_3$  (Cavagnaro 1988).

Sin duda el género más importante en los desiertos de Argentina es el que incluye a los Algarrobos, leguminosas que se presentan con un gran número de especies dentro de las que existen varias especies arbóreas como *Prosopis flexuosa* (Figura 2), *P. Chilensis*, *P. nigra* y *P. alba*, en todos los casos  $C_3$ . Otro grupo de especies  $C_3$  lo constituyen las Jarillas, de la familia Zigoofiláceas, arbustos que se extienden a lo largo de todo el *Monte* y son las que fisonómicamente le otorgan el carácter de matorral localmente llamado Arbustal o Monte.



FIGURA 2. *Prosopis flexuosa* (algarrobo).

Otro grupo de especies arbustivas de amplia distribución en el *Monte* y de gran importancia como forrajera (Passera y Borsetto 1989) son los *Atriplex*, pertenecientes a la familia de las Quenopodiáceas, llamadas comunmente zampas o cachiuyos. Las especies con mayor distribución geográfica son *Atriplex lampa* (Figura 3), *A. undulata*, *A. crenatifolia*, *A. cordobensis* entre otras. Si bien todos estos arbustos de Argentina son  $C_4$ , este género presenta características muy especiales respecto de su tipo fotosintético pues incluye también especies  $C_3$ . Conocido son los trabajos realizados con *Atriplex rosea*  $C_4$  y *A. triangularis*  $C_3$  y los

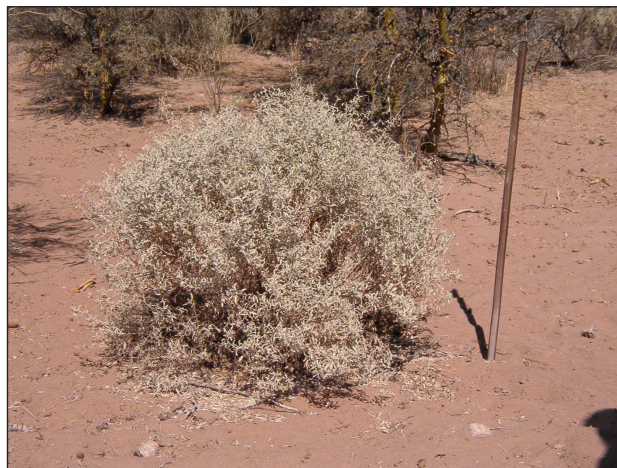


FIGURA 3. *Atriplex lampa* (zampa).

híbridos logrados de su cruzamiento interespecífico logrando descendencia con características intermedias entre  $C_3$  y  $C_4$  (Osmond *et al.*, 1980).

Las especies CAM son representadas en el *Monte* por las cactáceas que en gran número y variedad también se distribuyen por toda esta zona árida. En la zona norte de Catamarca y Salta, encontramos especies columnares que abundan en la Puna pero que también aparecen acompañando los jarillares del *Monte* como *Trichocereus pasacana*, *Cereus aethiops*, *Echinopsis* sp. y *Lobivia formosa*. En la provincia de Mendoza las especies más comunes son *Opuntia sulphurea* y *Trichocereus candicans*. Si bien estas plantas presentan las adaptaciones más extremas a la xericidad, con altas eficiencias en el uso de agua, ausencia de hojas y epidermis con potente cutícula impermeable, desde el punto de vista antrópico no tienen mayor importancia, debido a su escaso crecimiento y su baja palatabilidad.

A continuación se exponen una serie de características de algunos géneros que nos parecen los más importantes dentro de las  $C_3$  y  $C_4$ .

### Algarrobos ( $C_3$ )

Como ya hemos señalado, los algarrobos son uno de los pocos vegetales que llegan a tener porte arbóreo, por esta razón son muy apreciados por los lugareños ya que aportan sombra en los tórridos veranos, leña de alta calidad, madera de construcción y sus hojas y legumbres (algarrobos) son muy apetecidas por el ganado. Con la harina de las algarrobos también se elabora el



«patay» que es una especie de tarta dulce para el consumo humano con gran aporte de energía.

Los algarrobos son especies en su gran mayoría freatófitas, colonizadoras o invasoras que resisten la salinidad, alcalinidad y el frío (Roig, 1993).

El hábito de enraizamiento se caracteriza por un gran crecimiento radicular aun cuando el vástago tiene un escaso desarrollo. Esto afirma la condición freatófita o de freatófita facultativa de los *Prosopis*, lo cual permite el desarrollo de bosques abiertos aun en lugares donde el balance hídrico del clima no lo permitiría (González Rebolgar, com. per.).

Una característica muy particular es que el género *Prosopis* presenta ejemplos de altas tasas fotosintéticas para los ambientes que habita, se han determinado valores de Intercambio Neto de Carbono (INC) de hasta 30 y 40 mg CO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, que son superiores a los de cualquier otro vegetal del desierto y semejante al de especies del tipo fotosintético C<sub>4</sub>.

Trabajos realizados en *Prosopis glandulosa* indican que en ellos no existe saturación lumínica hasta valores de irradiancia de 1780 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, lo que indica su acentuada condición heliófita.

La alta eficiencia fotosintética también se basa en un ajustado balance hídrico, aspecto que se evidencia

por el mantenimiento de altos valores de turgencia aun luego de prolongados períodos de sequía (Cavagnaro y Passera 1993a). Para ello realizan ajuste osmótico (Nilsen *et al.* 1983) y en condiciones de extremas sequías solamente hacen fotosíntesis en tempranas horas de la mañana cuando la demanda atmosférica de agua aún no es elevada.

Otro aspecto importante de destacar sobre la fisiología de *Prosopis* es el transporte de fotoasimilados. Estos vegetales priorizan sus funciones reproductivas pero en momentos que no existe floración ni fructificación, almacenan sus reservas en troncos y raíces y de esta manera mantienen sus estructuras vitales.

La germinación es una etapa delicada en la vida de todos los vegetales, la cual está afectada por la temperatura y la disponibilidad de agua. En este sentido, Cony y Trione (1996) trabajando con semillas de *Prosopis flexuosa* y *P. chilensis* determinaron que las temperaturas óptimas de germinación eran de 20 y 25 °C y 25 a 40 °C para cada una de las especies respectivamente (Figura 4). Estos autores, también observaron que las semillas de estas especies germinan aun con potenciales agua de -2,20 MPa, siendo *P. flexuosa* la especie más resistente a las condiciones de estrés hídrico (Cony y Trione 1998) (Figura 5).

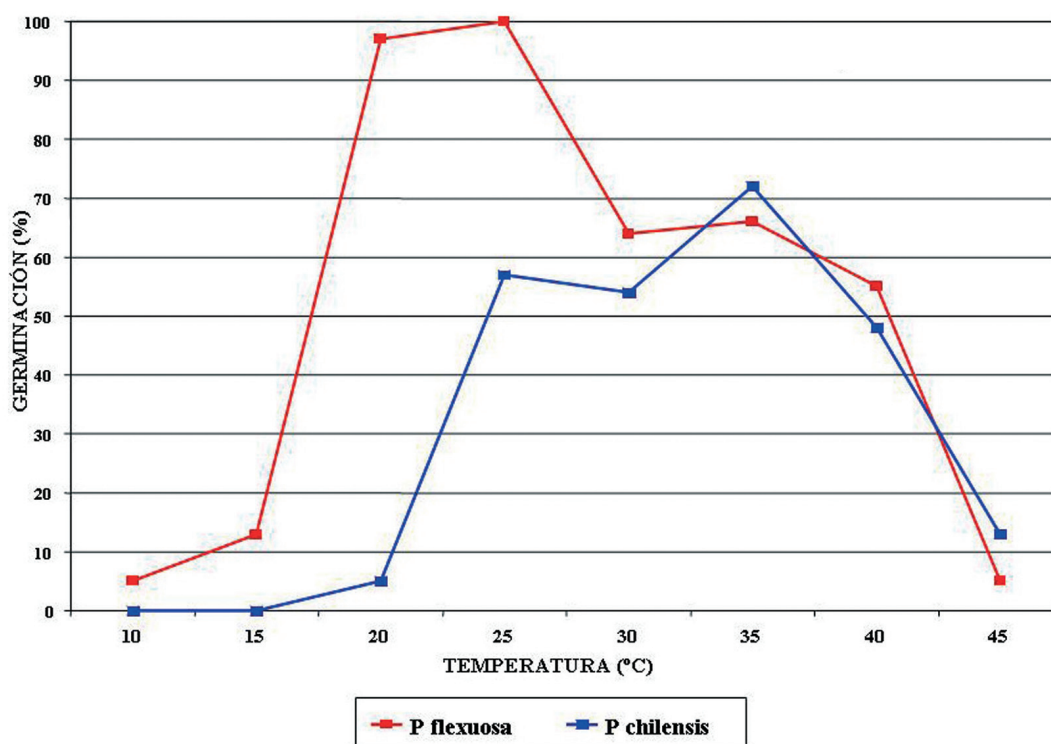


FIGURA 4. Porcentaje de germinación (%) de *Prosopis flexuosa* y *P. chilensis* en función de la temperatura (Cony & Trione, 1996).

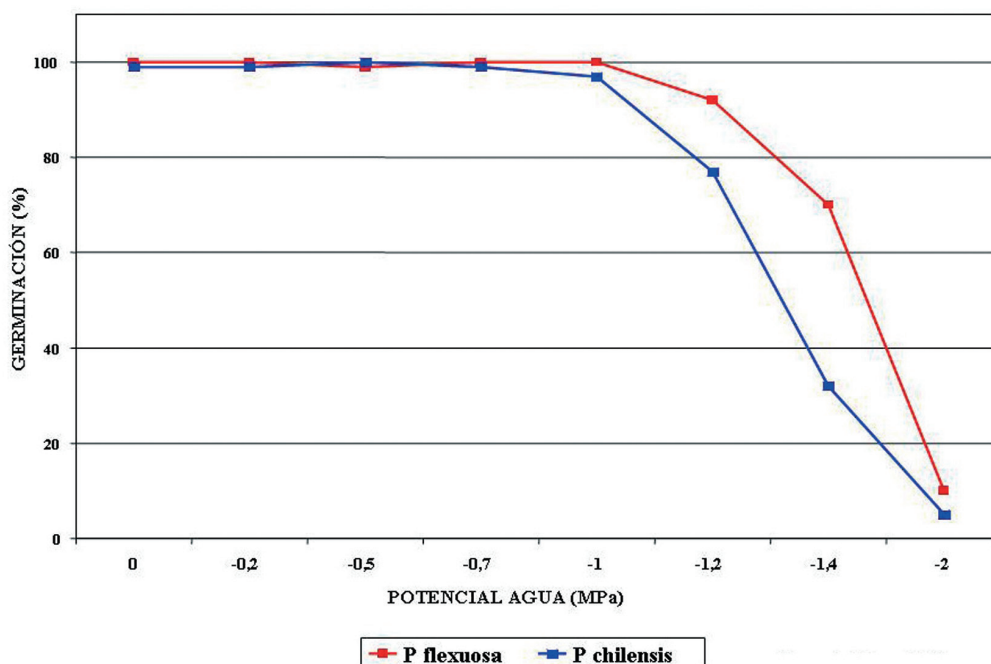


FIGURA 5. Porcentaje de germinación (%) de *Prosopis flexuosa* y *P. chilensis* en función del potencial agua (Cony & Trione, 1998).

Por otro lado, Villagra (1998) midió la tolerancia a la salinidad y a la hipoxia en la germinación y crecimiento de *Prosopis alpataco* y *P. argentina*. Estas dos especies son arbustos que crecen en la misma zona (Lavalle, Mendoza) pero ocupan nichos diferentes, mientras el primero ocupa terrenos bajos de suelos arcillosos y

periódicamente anegados el segundo se ubica en médanos que nunca son inundados y de textura arenosa. El ensayo encontró que *P. alpataco* presenta una mayor resistencia a la salinidad en la germinación (Figura 6) y valores superiores de biomasa y crecimiento en condiciones de anegamiento. (Tabla 1). Ambos resultados in-

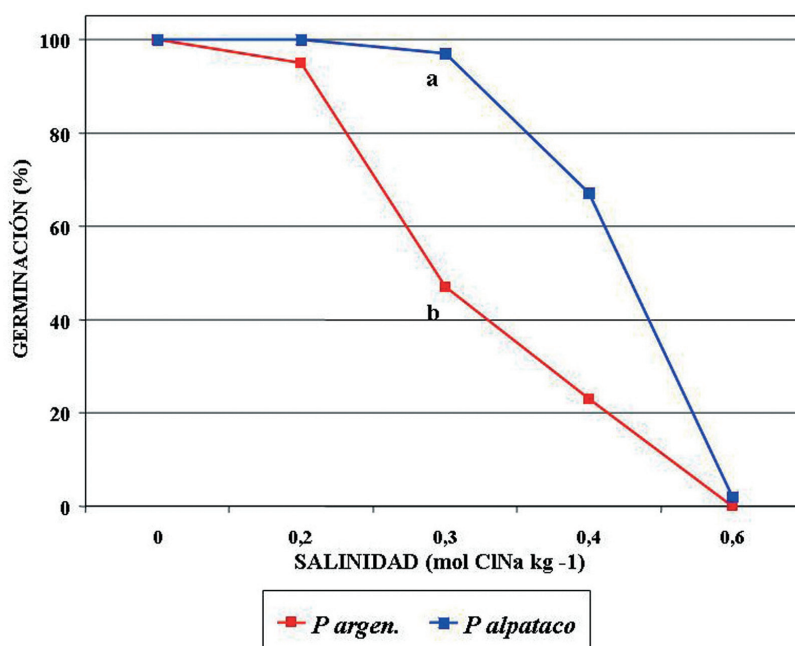


FIGURA 6. Efecto de la salinidad sobre la germinación de *Prosopis argentina* y *P. alpataco* (Villagra, 1998).

TABLA 1

Efecto del anegamiento en el crecimiento de *Prosopis argentina* y *P. alpataco* (Villagra, 1998)

Parámetros	<i>Prosopis argentina</i>		<i>Prosopis alpataco</i>	
	Testigo	Anegado	Testigo	Anegado
Biomasa total (mg)	328,4 b	313,9 b	718,9 a	1.140,1 a
Crecimiento (cm)	132,1 b	135,3 b	181,1 b	240,6 a

dicen que esta especie tiene una fuerte adaptación al hábitat que ocupa, logrando por esta razón una fuerte presencia y caracterizando fisonómicamente los lugares donde habita.

Vilela y Ravetta (2000) estudiaron el efecto de la irradiancia en la producción de biomasa de cuatro especies de algarrobos. En todos los casos se determinó que la producción de materia seca aumenta a medida que aumenta la disponibilidad de luz (Figura 7). Esto se debe seguramente al hecho que no existe saturación lumínica hasta irradiancias de  $1.780 \text{ mE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , en tanto que la generalidad de las  $C_3$  saturan a valores de entre los 700 a los  $1.000 \text{ mE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . La alta necesidad de luz fue verificada en ensayos realiza-

dos con *Prosopis flexuosa* y *P. chilensis* en cámaras de crecimiento, donde las plantas se ahilaron y etiolaron cuando crecían con irradiancias de  $200 \text{ mE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Cavagnaro, com. per.)

El INC tiene una alta correlación con la conductancia estomática (CE) a lo largo de un día. La Figura 8 muestra los valores de ambos parámetros medidos en *Prosopis glandulosa* cuando crece en suelos con alto déficit hídrico (Sosebee y Wan, 1987), a las 14 horas se verifica una caída en la conductancia debida a un cierre estomático de medio día, causado seguramente por el desbalance producido por el alto estrés, estos datos sugieren que estas plantas realizan INC en la mañana temprano cuando el balance hídrico aún es favorable.

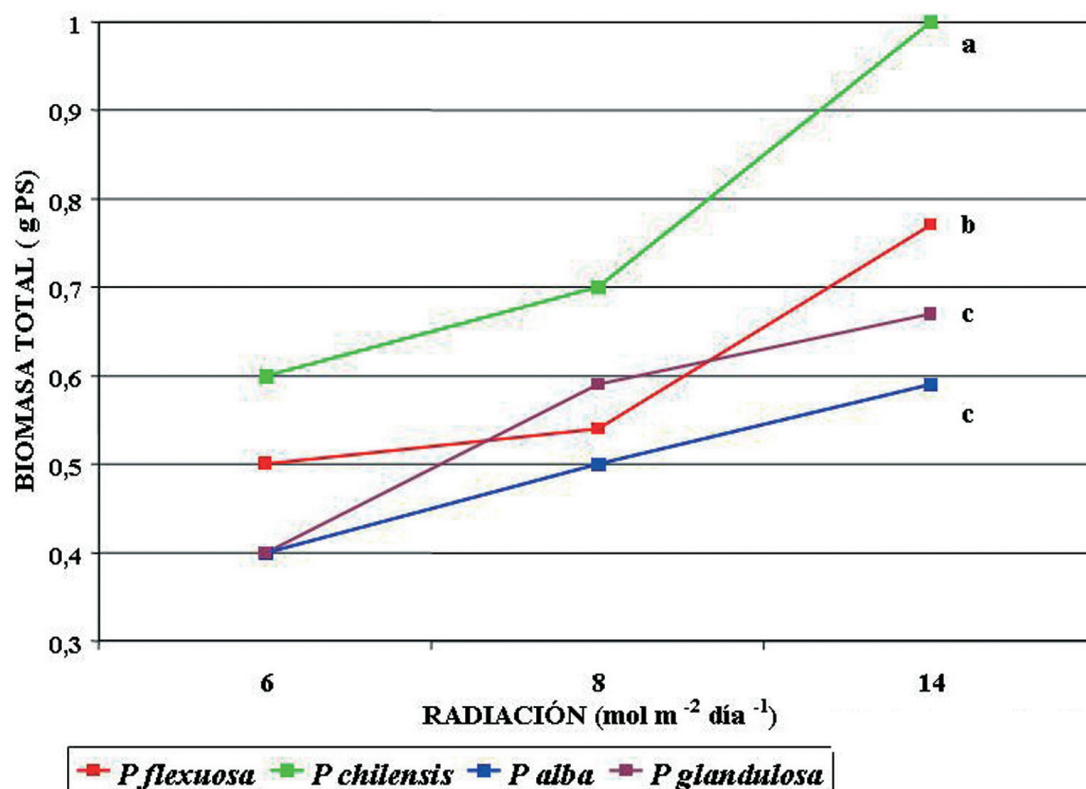


FIGURA 7. Peso seco total de plantas de 60 días de edad de *Prosopis flexuosa*; *P. alba*; *P. chilensis* y *P. glandulosa* (Vilella & Ravetta, 2000).

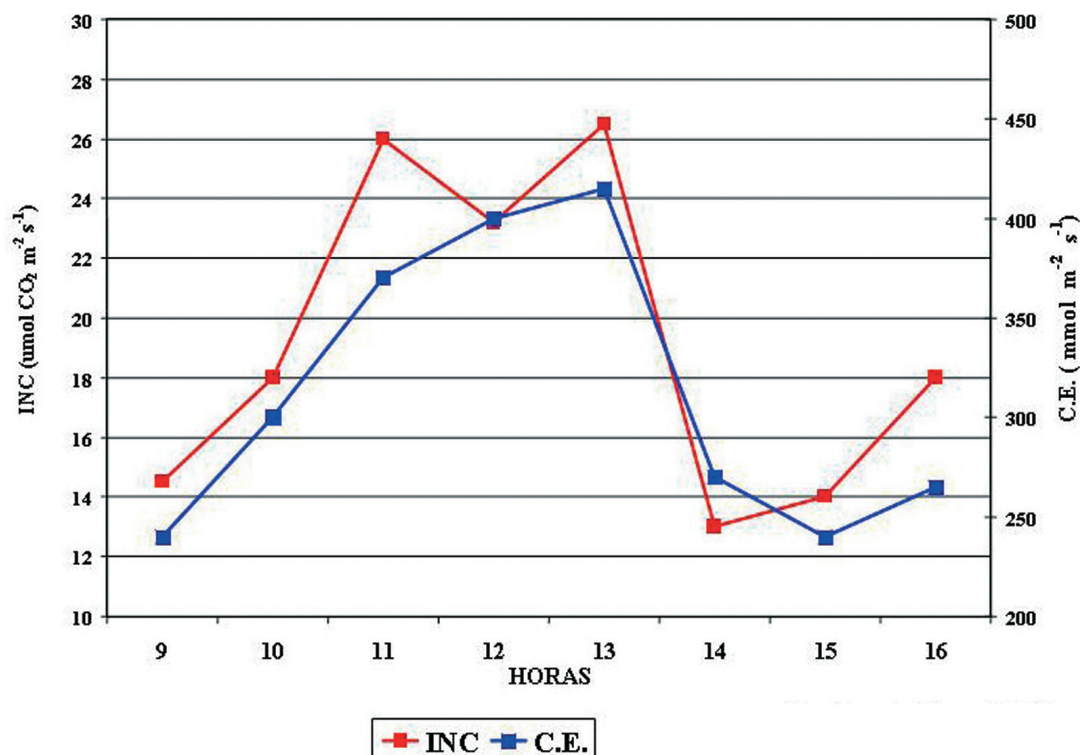


FIGURA 8. Fotosíntesis neta (INC) y conductancia estomática (C.E.) de *Prosopis glandulosa* en condiciones de buena disponibilidad hídrica (Sosebee & Wan, 1987).

Cavagnaro y Passera (1993a), trabajando en una comunidad de *Prosopis flexuosa*, encontraron que a lo largo de todo un ciclo vegetativo los algarrobos mantenían potenciales agua muy superiores a los determinados en un arbusto  $C_4$  (*Atriplex lampa*) que vegetaba en el mismo ambiente (Tabla 2), e incluso a las gramíneas presentes (datos no mostrados).

TABLA 2

Potenciales agua determinados en pre-amanecer de *Prosopis flexuosa* y *Atriplex lampa*. Ñacuñán (Cavagnaro y Passera, 1993a)

Fechas	Potencial Agua en MPa	
	<i>Prosopis flexuosa</i>	<i>Atriplex lampa</i>
17 /XI/ 1987	-0,77	-2,35
12 /XII/ 1987	-1,12	-5,25
8 /I/ 1988	-1,22	-1,86
4 /II/ 1988	-1,33	-4,76
6 /IV/ 1988	-1,24	-4,59

Los valores de potencial agua de preamanecer indican que estos árboles mantienen una gran independencia hídrica, respecto de las precipitaciones, de esta

manera mantienen altos potenciales de turgencia +1,82 MPa, lo que les permite mantener el crecimiento (Figura 9). Este comportamiento confirma la condición freatófita de esta especie, pero a su vez despierta muchas incógnitas, debido a que en el lugar donde se realizó el estudio (Ñacuñán, Mendoza), el agua freática (conocida) más cercana a la superficie, está a una profundidad de alrededor de 70 metros. Si realmente *Prosopis flexuosa* en Ñacuñán, depende de esta agua, tiene entonces que desarrollar grandes succiones para poder acceder a ella.

### Zampas (C4)

Dentro de los arbustos con tipo fotosintético  $C_4$  se destacan los del género *Atriplex* y específicamente *Atriplex lampa* Gill. Ex Moq. (Chenopodiaceae), zampa (Morello, 1958; Mulgura, 1981) que ha sido motivo de numerosos estudios por nuestra parte debido fundamentalmente a su amplia distribución y su importancia como especie forrajera. Esta especie es un arbusto siempreverde y sus partes forrajeables poseen un alto contenido de proteína, (Wainstein y Gonzalez, 1971; Silva Colomer y Passera, 1990). Si bien las gramíneas

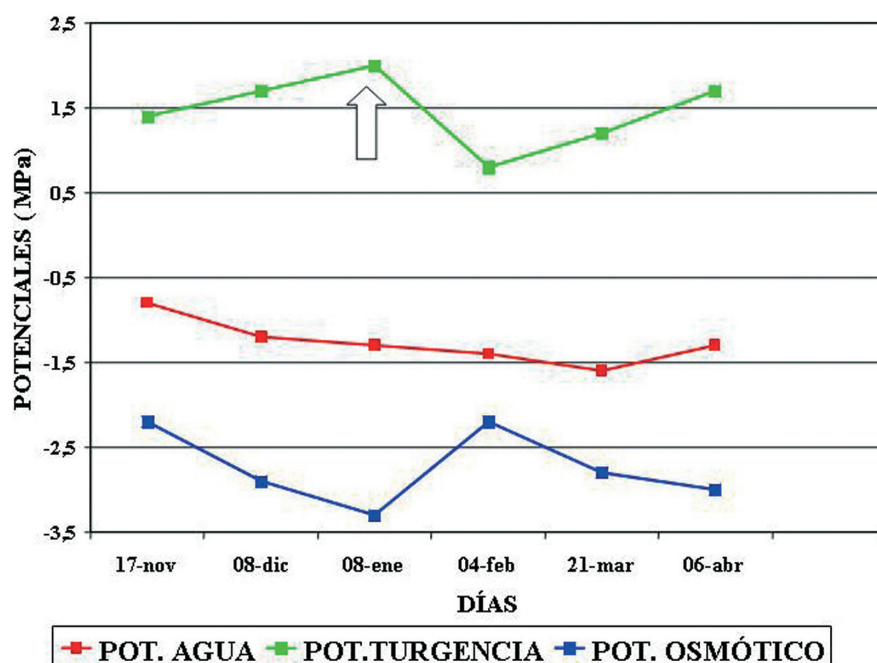


FIGURA 9. Potencial agua, potencial osmótico y potencial de turgencia en *Prosopis flexuosa* medidos antes del amanecer, en Ñacuñán (Cavagnaro & Passera, 1993).

constituyen un importante aporte forrajero (Silva Colomer *et al.*, 1989, Guevara *et al.*, 1997), *A. lampa* y otros arbustos ofrecen forraje verde durante el invierno, pues mantiene el crecimiento de sus brotes (Passera y Borsetto 1989; Cavagnaro y Passera 1993b), momento en que la oferta por parte de las herbáceas es escasa. Al igual que otros arbustos, zampa, es de gran importancia en la recuperación de la vegetación y en mantener la estabilidad de los suelos (Le Houérou, 1991, 1992; Allegretti y Passera, 1997), a pesar que Passera *et al.* (2007) demostraron que es una especie muy afectada por los incendios.

Caraciolo Maia *et al.* (2002) a fin de determinar el efecto de la salinidad en el crecimiento de zampa, aplicó a plántulas seis riegos cada cinco días, con soluciones

de Murashige Skoog (MS) (1962), y diferentes concentraciones de cloruro de sodio (200, 400, 600 y 800 mM de NaCl) y sin NaCl. Midieron: altura de plantas a partir del cuello y peso seco del vástago a los 7; 14; 21 y 28 días. Del ensayo se concluye que los niveles de cloruro de sodio empleados reducen el crecimiento de *Atriplex lampa* respecto del testigo, acentuándose este efecto a medida que aumentan las concentraciones salinas y los días bajo tratamiento (Tabla 3). El crecimiento medido a través de la materia seca aérea producida también disminuye a medida que aumenta la salinidad del suelo (Tabla 4). Estos resultados coinciden con los encontrados para la misma especie por Passera y Allegretti (1996) y en otras especies del mismo género por Williams (1972) y Osmond *et al.* (1980).

TABLA 3

Altura media (cm) de plantas de *Atriplex lampa* regadas con soluciones de diferente concentración salina

Tratamientos	Altura media del vástago (cm)			
	7 días	14 días	21 días	28 días
Sin NaCl	4,60 a	10,4 a	17,00 a	21,20 a
200 mM NaCl	3,30 a	7,30 a	14,30 a b	16,20 a b
400 mM NaCl	3,22 a	7,60 a	12,80 a b c	14,70 b c
600 mM NaCl	3,80 a	7,50 a	10,40 b c	11,80 b c
800 mM NaCl	3,00 a	6,60 a	8,60 c	9,60 c

En cada columna, las medias con igual letra expresan que no hay diferencias significativas para  $p = 0,05$  (según el test de Tukey).



TABLA 4

**Peso seco medio de plantas (g) de *Atriplex lampa* regadas con soluciones de diferente concentración salina en diferentes momentos del ensayo**

Tratamientos	Peso medio del vástago (g)			
	7 días	14 días	21 días	28 días
Sin NaCl	11,1 a	16,9 a	23,5 a	27,7 a
200 mM NaCl	10,6 a	14,6 a	21,6 ab	23,5 b
400 mM NaCl	11,3 a	15,7 a	20,9 ab	22,8 b
600 mM NaCl	11,1 a	14,8 a	17,7 b	19,1 c
800 mM NaCl	12,0 a	16,4 a	19,2 b	19,4 c

En cada columna, las medias con igual letra expresan que no hay diferencias significativas para  $p = 0,05$  (según el test de Tukey)

En otro ensayo sobre el comportamiento de plántulas de zampa sometidas a sequía Trione y Passera, (1993) y posteriormente Passera y Allegretti (1996), estudiaron el efecto del estrés hídrico a lo largo de un año. El ensayo se realizó en condiciones semicontroladas de invernáculo en plantas localizadas en macetas de 2,5 l de capacidad y rellenas con 3,5 kg de suelo franco. Las plántulas fueron regadas a capacidad de maceta hasta los 90 días después de la siembra y desde los 125 días se aplicaron dos tratamientos de disponibilidad hídrica: Testigo: con riegos hasta capacidad de maceta (potencial agua = -0,003 MPa) cada vez que el agua disponible para la planta disminuía por debajo del 50 % (potencial agua = -0,05 Mpa., 14 riegos durante el ensayo); y Estrés: con riegos cuando el agua disponible disminuía por debajo del 10 % (potencial agua = -5,0 MPa., 7 riegos durante el ensayo). Se seleccionaron estos umbrales pues en ensayos anteriores se había determinado que zampa no manifestaba estrés aun cuando el potencial agua fuera de -1,5 MPa. La cantidad de agua a agregar en cada riego se calculaba por el peso de la maceta. En cada muestreo, que se realizó a los 90, 125, 150, 195, 265 y 350 días después de la siembra (DDS) y en seis plantas, se determinó el potencial agua de preamanecer (Scholander *et al.*, 1965), potencial osmótico (por psicrometría en Wescor C-52/H 33-T), altura total del vástago, número de nudos, diámetro de copa y del vástago, peso seco del vástago, de la raíz y área foliar. Simultáneamente y en plantas no sacrificadas se determinó por pesadas seriadas la intensidad transpiratoria y con los datos de materia seca producida se calculó la eficiencia en el uso de agua expresada como gramo de materia seca produ-

cido por kilo de agua transpirada y la relación entre los pesos secos de raíz respecto del vástago.

Se analizaron diferentes parámetros del crecimiento determinando una reducción del 30 % en la productividad cuando había estrés, además el potencial agua determinado en preamanecer bajó a valores cercanos a los -6 MPa sin causar la muerte de las plantas.

La Figura 10 muestra la acumulación de materia seca a lo largo de los seis muestreos. Las diferencias en la producción aparecen recién a partir de los 265 días y se hace más evidente a los 350.

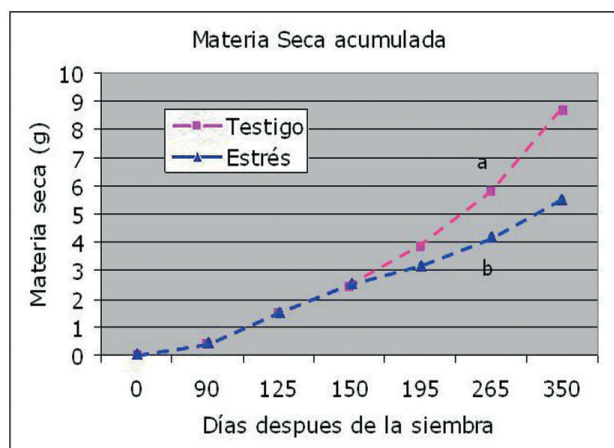


FIGURA 10. Productividad de materia seca de *Atriplex lampa* acumulada bajo dos niveles de riego.

Al finalizar el ensayo (350 días después de la siembra) se lograron los siguientes resultados en número de nudos, altura del vástago, diámetro de la copa, diámetro del vástago y relación entre peso seco de la raíz *versus* del vástago: (Tabla 5).

TABLA 5

Número de nudos, altura del vástago, diámetro de la copa y del vástago y relación entre peso seco de la raíz/vástago, a los 350 DDS

Características a los 350 DDS	Número de nudos	
	Testigo	Estrés
Número de Nudos	32,0 a	30,8 a
Altura del Vástago (cm)	45,7 a	38,8 b
Diámetro de Copa (cm)	13,3 a	9,4 b
Diámetro del Vástago (mm)	3,3 a	2,9 b
Peso seco Raíz/Vástago	0,23 b	0,38 a

En cada fila, las medias con igual letra expresan que no hay diferencias significativas para  $p = 0,05$  (según el test de Tukey)

La tabla anterior muestra que el estrés no redujo el número de nudos pero si redujo con diferencias significativas la altura de las plantas, el diámetro de copa y el diámetro del vástago. Una mención especial merece la relación entre el peso seco raíz/vástago que señala mayor valor en el tratamiento estrés, lo cual indica que las plantas en esta condición invirtieron mayor proporción de fotosintatos en raíz.

En la Tabla 6 se muestran los valores de área foliar durante el ensayo. Puede observarse que la magnitud foliar disminuye significativamente en el tratamiento con estrés a partir de los 195 DDS y se mantiene así hasta el final del ensayo.

TABLA 6

Área foliar ( $\text{cm}^2$ ) de plántulas sometidas a dos niveles de disponibilidad hídrica durante 350 DDS

DDS	Área Foliar ( $\text{cm}^2$ )	
	Testigo	Estrés
90	23	—
125	71	—
150	113 a	109 a
195	169 a	129 b
265	220 a	142 b
350	558 a	268 b

En cada fecha (fila), las medias con igual letra expresan que no hay diferencias significativas para  $p = 0,05$  (según el test de Tukey).

La intensidad transpiratoria no es diferente entre los tratamientos con y sin estrés después de los 150 DDS y la eficiencia en el uso de agua disminuye desde 4,4 a 0,2 a medida que la plantas crecen más (Tabla 7).

TABLA 7

Intensidad transpiratoria ( $\text{ml agua}/\text{dm}^2$  área foliar  $\times$  día) y Eficiencia en al uso de agua EUA ( $\text{g}$  de materia seca producida por  $\text{kg}$  de agua transpirada)

DDS	Testigo		Estrés	
	Transpiración ( $\text{ml}/\text{dm}^2.\text{día}$ )	EUA ( $\text{g}/\text{kg}$ )	Transpiración ( $\text{ml}/\text{dm}^2.\text{día}$ )	EUA ( $\text{g}/\text{kg}$ )
90	3,5 a	—	0,0 b	—
125	10,1 a	4,4 a	0,0 b	0,0 b
150	13,4 a	2,6 a	14,7 a	2,6 a
195	15,4 a	1,3 a	13,0 a	1,0 b
265	12,7 a	0,9 a	12,1 a	0,8 a
350	28,7 a	0,2 a	25,7 a	0,2 a

En cada fecha (fila), las medias con igual letra expresan que no hay diferencias significativas para  $p = 0,05$  (según el test de Tukey).

Los valores medios de potencial agua al preamanecer y potencial de turgencia se muestran en la Tabla 8, tal como era de suponer ambos valores son más negativos en los tratamientos de estrés. Se han determinado valores muy extremos de potencial agua llegando a  $-5,7$  MPa sin que los mismos hayan producido la muerte de las plantas. Los valores de potencial de turgencia que se pueden calcular por diferencia entre potencial osmótico y agua, nos indican que en ningún momento aparecen valores negativos. La constante disminución de los valores de potencial osmótico durante el ensayo y el mantenimiento de la turgencia indican que esta especie realiza ajuste osmótico. Este proceso es de vital importancia para mantener turgencia (Oosterhuis y Wullshleger, 1987) y continuar con actividad fisiológica y el crecimiento aún bajo fuerte estrés (Osmond *et al.*, 1980).

TABLA 8

Valores medios de potencial agua al preamanecer y potencial osmótico (MPa) durante los muestreos

DDS	Potencial Agua (MPa)		Potencial Osmótico (MPa)	
	Testigo	Estrés	Testigo	Estrés
125	-1,60 a	-1,60 a	-2,69 a	-2,69 a
150	-2,27 a	-5,63 b	-3,42 a	-6,27 b
195	-3,45 a	-5,71 b	-4,68 a	-6,72 b
265	-2,74 a	-3,33 b	-6,43 a	-7,02 b
350	-1,98 a	-4,32 b	-7,03 a	-8,79 b

En cada tipo de potencial, las medias con igual letra expresan que no hay diferencias significativas para  $p = 0,05$  (según el test de Tukey).

## Algunas consideraciones finales

Las plantas nativas del Monte árido argentino presentan características fisiológicas que les permiten soportar las extremas condiciones de aridez que el ambiente les impone. Más allá del tipo fotosintético que se trate hemos analizado especies  $C_3$  y  $C_4$  (*Prosopis* spp y *Atriplex* spp) y en ambas aparecen características especiales que aseguran el éxito reproductivo y por lo tanto su persistencia en el desierto.

Primeramente debemos destacar la capacidad de germinar y establecerse aun bajo condiciones de extremo déficit hídrico, esta característica explica su presencia principalmente en regiones áridas y semiáridas del mundo.

En el caso de *Prosopis* se ha demostrado que mantienen crecimiento en condiciones adversas, tal como lo hace *Atriplex*, esta característica le otorga ventajas competitivas incluso frente a plantas  $C_4$ , que en general se acepta como las mejores adaptadas a ambientes tropicales y secos, además pueden competir por agua superficial o usar la de freáticas incluso de napas profundas.

Por último podemos mencionar que todas estas características hacen que las plantas del género *Prosopis* sean de alta importancia en los ambientes áridos y semiáridos del mundo, aportando sombra, madera, leña, alimento humano y forraje.

En el caso de *Atriplex lampa* quizá un mecanismo que le otorga resistencia a la sequía es la capacidad de reducir el área foliar y una partición de asimilados que favorece a las raíces y por tanto la supervivencial (Wilcox-Lee, 1987; Turner y Begg, 1978).

Los datos obtenidos indican que *Atriplex lampa* mantiene el crecimiento aún cuando el potencial agua determinado al premanecer arrojó valores de -5,7 MPa. A modo comparativo es interesante indicar que en caso de alfalfa (*Medicago sativa* L.) cesa el crecimiento cuando su potencial agua baja de -1,5 MPa (Hall *et al.*, 1988).

Finalmente queremos decir que la capacidad de lograr potenciales agua tan negativos puede ser debido a los altos contenidos proteicos asociados a osmolitos compatibles como son la prolina y betaina encontrados luego de soportar déficit hídrico (Trione y Passera, 1993) porque tal como lo indica Gates (1968), algunas plantas mantienen sus procesos vitales aun cuando son expuestas a severas sequías.

## Referencias bibliográficas

- ALLEGRETTI, L.I.; PASSERA, C.B. y ROBLES, A.B., 1997. «Short and long-term effects of shrub management on vegetation in the Monte, Argentina». *Journal of Arid Environments*, 35: 685-693.
- CARACIOLO MAIA, L.M.; PASSERA, C.B.; ALLEGRETTI, L.I. y ROBLES CRUZ, A.B., 2002. «Efecto de diferentes niveles de salinidad sobre el crecimiento de *Atriplex lampa*». *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias*, Univ.Nac Cuyo. 34(2), 101-106.
- CAVAGNARO, J.B., 1988. «Distribution of  $C_3$  and  $C_4$ , grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina». *Oecología* 76, 273-277.
- CAVAGNARO, J.B. y PASSERA, C.B., 1993a. «Relaciones hídricas de *Prosopis flexuosa*, («Algarrobo dulce») en el Monte, Argentina.73-78». En: *Conservación y mejoramiento de especies del género Prosopis*. Eds. F.Roig, S.Trione y J.B. Cavnagaro. Contribuciones Mendocinas a la Quinta Reunión Regional para América Latina y El Caribe del CIID.
- 1993b. «Water utilization by shrub and grasses in the Monte ecosystems, Argentina». En *Proceedings IV<sup>th</sup> International Rangeland Congress*. 255-257. Montpellier, France.
- CONY, M.A. y TRIONE, S.O., 1996. «Germination with respect to temperature of two Argentinian *Prosopis* species». *Journal of Arid Environments* 33: 225-236.
- 1998. «Inter-and intraspecific variability in *Prosopis flexuosa* and *P. chilensis*; seed germination under salt and moisture stress». *Journal of Arid Environments* 40: 307-317.
- GATES, C.T., 1968. «Water deficits and growth of herbaceous plants». En T.T. Kozlowski (ed.). *Water Deficits and Plant Growth*. Vol. II, 135-190. Academic Press, New York and London.
- GUEVARA, J.C.; CAVAGNARO, J.B.; ESTÉVEZ, O.R.; LE HOUREOU, H.N. y STASI, C.R., 1997. «Review. Productivity, management and development problems in the arid rangelands of the central Mendoza plains (Argentina)». *Journal of Arid Environment*, 35: 575-600.
- HALL, M.H.; SHEAFFER, C.C. y HEICHEL, G.H., 1988. «Partitioning and mobilization of photoassimilate in Alfalfa subjected to water deficits». *Crop Science* 28(6): 964-969.
- LE HOUREOU, H.N., 1991. «New, man-made agro-silvo-pastoral production systems for the isoclimatic mediterranean arid zone». *Proceedings IV<sup>th</sup> International Rangeland Congress*. Montpellier, France, 17 pp.
- 1992. «The role of saltbushes (*Atriplex* spp.) in arid land rehabilitation in the Mediterranean Basin: a review». *Agroforestry Systems*, 18, 107-148.
- MORELLO, J., 1958. «La provincia fitogeográfica del Monte». *Opera Lilloana*, 2: 1-155.
- MULGURA, M.E., 1981. «Contribuciones al estudio del género *Atriplex* (Chenopodiaceae) en la Argentina, I». *Darwiniana*, 23(1), 119-150.
- MURASHIGE, T. and SKOOG, F., 1962. «A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures». *Physiol. Plant*, 15: 473-497.
- NILSEN, E.T.; SHARIFI, M.R.; RUNDEL, P.W.; JARREL, W.M. y VIRGINIA, R.A., 1983. «Diurnal and seasonal water relations of the desert phreatophyte *Prosopis glandulosa* (Honey mesquite) in the sonoran desert of California». *Ecology* 64(6): 1381-1393.
- OOSTERHUIS, D.M. y WULLSHLEGER, S.D., 1987. «Osmotic adjustment in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaves and

- roots in response to water stress». *Plant Physiology*, 84: 1154-1157.
- OSMOND, C.B.; BJORKMAN, O. y ANDERSON, D.J., 1980. *Physiological Process in Plant Ecology. Toward a synthesis with Atriplex*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York. 468 pp.
- PASSERA, C.B y BORSETTO, O., 1989. «Aspectos Ecológicos de *Atriplex lampa*. Investigaciones Agrarias». *Prod. Protec. Veget.* (España), 4(2): 179-198.
- PASSERA, C.B. y ALLEGRETTI, L.I., 1996. «Relaciones hídricas, productividad y partición de asimilados en plántulas de *Atriplex lampa* sometidas a estrés hídrico». En *Resúmenes XXI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal*. Mendoza, 20-22 Marzo de 1996. Pp 230-231.
- PASSERA, C.B.; ALLEGRETTI, L.I. y ROBLES, A.B., 2007. «Effect of non-prescribed fire on *Atriplex lampa* community, in the Guadal Plateau of Mendoza province, Argentina». *Arid Land Research and Management*. 21, 91-105.
- ROIG, F.A., 1993. «Informe Nacional para la selección de germoplasma en especies de *Prosopis* de la República Argentina. 73-78». En: *Conservación y mejoramiento de especies del género Prosopis*. Eds. F.Roig, S.Trione y J.B.Cavagnaro. Contribuciones Mendocinas a la Quinta Reunión Regional para América Latina y El Caribe del CIID.
- SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET, D.E. y HEMMINGSEN, E.A., 1965. «Sap pressure in vascular plants». *Science*, NY, 148: 339-346.
- SILVA COLOMER, J.; CAVAGNARO, J.B.; LEMES, L. y MEDERO, M., 1989. «Productivity and nutritive values in three ecotypes of *Trichloris crinita*, native forage grass of the arid zones of Argentina». Proc. XVI International Grassland Congress. Nice, France, 4-11 October 1989, pp. 815-816.
- SILVA COLOMER, J. y PASSERA, C.B., 1990. «The nutritional values of *Atriplex* spp as fodder for arid regions». *Journal of Arid Environments*, 19:289-295.
- SOSEBEE, R.E. y WAN, C., 1987. «Plant Ecophysiology: a case study of honey mesquite». Presented at the Symposium on Shrub Ecophysiology and Biotechnology.
- TAIZ, L. and ZEIGER, E., 1998. *Plant Physiology*. 2º Ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts. 792 pp.
- TRIONE, S.O. y PASSERA, C.B., 1993. «Growth and nitrogen status of *Atriplex lampa* seedlings under different water regimes». *Journal of Arid Environments*, 25:331-341.
- TURNER, N.C. y BEGG, J.E., 1978. «Responses of pasture plants to water deficit». In J.R. Wilson (ed). *Plant Relations in Pasture*. International Symposium on Plant Relations in Pasture. Brisbane, Australia, May 1976, p. 50-66. C.S.I.R.O., 425 pp.
- VILELA, A.E. y RAVETTA, D.A., 2000. «The effect of radiation on seedling growth and physiology in four species of *Prosopis* L. (Mimosaceae)». *Journal of Arid Environments* 44: 415-423.
- VILLAGRA, P.E., 1998. «Comparación del comportamiento fitosociológico y ecofisiológico de *Prosopis argentina* y *Prosopis alpataco* (Fabaceae, Mimosoideae)». Tesis doctoral presentada al PROBIOL-Univ. Nac. de Cuyo, Mendoza Arg. 130 pp.
- WAINSTEIN, P. y GONZÁLEZ, S., 1971. «Valor nutritivo de plantas forrajeras del este de la provincia de Mendoza (Reserva Ecológica de Ñacuñán)». *Deserta* (Argentina), 2: 67-75.
- WILCOX-LEE, D., 1987. «Soil matric potential, plant water relations, and growth in *Asparagus*». *Hort Science*, 22 (1): 22-24.
- WILLIAMS, D.G., 1972. *Ecological studies on shrub-steppe of the western Riverina, New South Wales*. Ph D Thesis. Australian National University, Canberra.